Aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Wien

Eine Verhaltensstudie an der Gabelschwanzraupe (Cerura vinula)

Von Ursula Schmölzer-Falkenberg, Wien

Mit 3 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-nat. Klasse am 24. Juni 1971 durch das w. M. W. Kühnelt)

Die Angehörigen der Gattungen *Dicranura* und *Cerura* werden laut Spuler (1903) und Berge-Rebel (1910) wegen ihrer charakteristischen larvalen Erscheinungsform als „Gabelschwanzraupen" bezeichnet. Sie gehören zu der Familie der *Notodontiden* (Zahnspinner).

Bei Betrachtung des Hinterendes der Raupe von *Cerura vinula* erkennt man zwei scheinbar steife, sich gegen das Ende zu verjüngende Schwänze, die im 1. Raupenstadium noch etwa so lang sind wie zwei Drittel, im Endstadium der Larvenentwicklung wie etwa ein Drittel des Raupenkörpers. Die Aktion dieser Analanhänge besteht aus Spreizen und Beugen, dieses in cranialer oder caudaler Richtung, was von beiden Anhängen synchron durchgeführt wird. Außerdem besitzen die beiden Schwänze die Eigenschaft, je ein schlauchartiges, rotes Gebilde, von der maximalen Länge eines Analanhanges, ausstoßen zu können. Maximal ausgestoßen rollen sich die beiden roten Fäden, die nur gleichzeitig in Aktion treten, nach kurzer Zeit ein, um sich wieder zu strecken — ein Vorgang, der sich in der Regel nicht öfter als dreimal kurz hintereinander wiederholt. Danach verschwinden die Fäden wieder zur Gänze in der Schwanzgabel.

Bei meinen Untersuchungen über das Verhalten dieser *Cerura*raupe richtete ich mein Hauptaugenmerk auf dieses Organ und versuchte seinen biologischen Sinn zu ergründen. Für die Anregung der Arbeit und deren ständige Betreuung sowie für die Überlassung eines Arbeitsplatzes am II. Zoologischen

Institut der Universität Wien möchte ich auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Wilhelm Kühnelt aufrichtig danken. Ebenso gilt mein Dank allen Assistenten dieses Institutes für gelegentliche Hilfe.

I. Material und Zuchtanordnung

Die von mir beobachteten Tiere zog ich aus Eiern, die ich von Lepidopterenzüchtern in Österreich und Deutschland bezog. Meine Untersuchungen erstreckten sich jeweils über die Monate Mai, Juni und Juli der Jahre 1963, 1964, 1965 und 1968, wovon der Sommer 1965 wegen der außergewöhnlich schlechten, für diese Jahreszeit zu kalten Witterung, nur atypische und daher kaum verwertbare Zucht- und Beobachtungsergebnisse zeitigte.

Die Zuchtanordnung bestand darin, daß die Raupen in sogenannten Petrischalen, mit dem Durchmesser von 21 cm und der Höhe von 6 cm, schlüpften und gehalten wurden. Schalen mit etwas größerem Durchmesser wurden als Abdeckung darübergestülpt. Diese Zuchtbehälter waren im Halbdunkel bei einer Temperatur von durchschnittlich 25° C auf dunklem Untergrund aufgestellt.

In den ersten beiden Entwicklungsstadien bevölkerten im Durchschnitt 30 Raupen eine Schale, im 3. und 4. Stadium etwa 12 und im 5., dem letzten, waren es 6 Raupen.

Als Futter verwendete ich ausschließlich frische Blätter von *Populus nigra* und *robusta*, die jeden Tag ausgetauscht wurden. Die Blätter wurden nicht einzeln, sondern an Ästchen haftend verabreicht, wodurch sie länger frisch blieben.

Vom 3. Stadium an hielt ich auch Versuchstiere auf etwa 2 m hohen Bäumchen, je 2 von *Populus nigra* und *robusta*, die ich eigens für meine Untersuchungen gepflanzt hatte.

Die Raupenentwicklung von *Cerura vinula* erstreckt sich über 5 aktive Stadien, d. h. innerhalb dieses Zeitabschnittes nimmt die Larve Nahrung zu sich. Die einzelnen Entwicklungsphasen, beginnend mit dem Schlüpfen aus dem Ei und endend mit dem Bau des Kokons, erstrecken sich über insgesamt etwa 27 Tage. Als Übergang von einem Stadium zum anderen kommt es zu einer Häutung.

Je tiefer die Temperatur ist, bei welcher die Tiere gehalten werden, desto länger dauern die einzelnen Stadien. Diese Erscheinung konnte ich im Sommer 1965 beobachten, in welchem die Außentemperaturen am Tag auf 17° C und in der Nacht auf 10° C sanken und ich keine Möglichkeit zur Raumheizung hatte. Unter diesen Bedingungen entwickelten sich Raupen, die acht und mehr

Tage in jedem der drei ersten Larvenstadien verblieben. Von diesen erreichte aber keine das 4. Stadium.

Der tageszeitliche Ablauf der Raupenaktivität wird in der Hauptsache von der Nahrungsaufnahme bestimmt. Bei den Raupen des 1. Stadiums handelt es sich dabei um die Form des Fenster- oder Skelettierfraßes, bei Raupen der späteren Stadien um Ganzfraß.

In der Nacht oder in den frühen Morgenstunden aber vollziehen sich die Häutungen.

II. Die Eigenart der Gabelschwanzraupen

Die Raupen der *Notodontiden*gattung *Cerura* im weiteren Sinn (*Cerura* SCHRK. und *Dicranura* B.) stellen ausgesprochene Extremformen dar und sind innerhalb der gesamten Schmetterlinge als einzigartig zu bezeichnen.

Dabei enthält die Familie der *Notodontiden* ausgesprochen normal gebaute Raupen und alle extremen Differenzierungen der Gabelschwanzraupen lassen sich in den Anfängen innerhalb dieser Familie feststellen. Es soll daher nachfolgend eine Ableitung der auffälligen Eigenschaften dieser Gattung versucht werden.

Färbung und Zeichnung: Wenn man von den stark behaarten Raupen der Gattung *Phalera* und *Pygaera* absieht, die viel eher Lymantriidenraupen ähneln als den übrigen *Notodontiden* (denn auch die Imagines unterscheiden sich in auffallender Weise von jenen der übrigen Zahnspinner durch das Fehlen des Schuppenzahnes am Hinterrand des Vorderflügels, welcher mit dem Namen „*Notodontidae*“ im Zusammenhang steht), so sind die *Notodontiden*raupen in Färbung und Zeichnung kaum differenziert. Sie sind entweder grün, wie z. B. *Pterostoma*, oder braun, wie z. B. *Spatalia*, oder grün und braun gefärbt, wie z. B. *Pheosia tremulae*, und mit der für Raupen als ursprünglich angenommenen Längsstreifung (HERING 1926) versehen. Es handelt sich dabei also um Raupen mit sogenanntem „Schablonenmuster“, im Sinne PORTMANNS (1948). Bei einzelnen Formen dieser Gruppe, wie z. B. bei *Notodonta anceps*, der größten einheimischen *Notodonta*art, treten neben der Längsstreifung auf jedem Segment gelbe und rote Schrägstreifen auf, die auf Kopf und Thorax eine einem Zügel ähnliche, von der Mundöffnung nach hinten ziehende Zeichnung bilden, weshalb diese Raupe bei den Sammlern auch „Goldmäulchen“ genannt wird.

Noch innerhalb der Gattung *Notodonta* finden sich Arten, bei welchen eine deutliche Hervorhebung von Vorder- und Hinterende in der Färbung festzustellen ist. So ist z. B. bei *Notodonta*

ziczac der Vorderkörper durch einen schwarzen Rückenstreifen ausgezeichnet und die letzten Abdominalsegmente sind auffallend rot. Bei *Notodonta dromedarius* ist dagegen nur der Rückenstreifen auffällig, reicht aber weiter nach hinten. Bei *Lophopteryx cucullla* ist ein von dem Hinterrand des Kopfes bis zum 5. Segment reichender dunkelgrüner, breiter Rückenstreifen entwickelt. Bei den eigentlichen Gabelschwanzraupen ist der Rückenstreifen stark verbreitert, im Extremfall, wie bei *Cerura vinula* und *Cerura erminea*, rautenförmig und von einem hellen Begrenzungsstreifen eingefaßt. Einzelne Arten, z. B. *Cerura bifida*, zeigen eine Trennung des „Nackenfleckes" vom „Rückenfleck". Bei anderen, z. B. *Cerura erminea*, finden sich seitliche Erweiterungen des Rückenstreifens als Artmerkmal.

Bei den Vertretern der Gattung *Cerura* sind auch die ontogenetischen Veränderungen von Färbung und Zeichnung am auffälligsten. Die Raupen sind in der Jugend einfarbig dunkel und werden später grün, wobei sich die genannten Zeichnungsmuster ausbilden.

Im 5. und letzten Raupenstadium tritt bei *Cerura vinula* und *Cerura erminea* ein roter Ring unmittelbar hinter dem Kopf auf, der auch bei den erwachsenen Raupen von *Hoplitis milhauseri* vorhanden ist. Die Angabe von Seitz (1913), daß die Raupe von *Dicranura vinula* „das den Kopf umgebende, meist ganz unscheinbare Rot in der Erregung zu steigern vermag und bei Beruhigung wieder abblassen läßt", ist nicht im Sinne eines Farbwechsels zu verstehen, sondern kann lediglich durch verschieden starke Dehnung der Halshaut gedeutet werden. Außerdem besitzen die *Cerura*raupen im letzten Stadium zwei dunkle Flecken unmittelbar hinter dem Kopf, welche wie Augen aussehen. In jüngeren Stadien haben sie an dieser Stelle hornförmige Fortsätze. Auf die auffällige Verfärbung der Gabelschwanzraupen unmittelbar vor der Verpuppung soll hier nicht näher eingegangen werden (Bückmann 1953, 1959).

Gestalt: Auch hinsichtlich der Körperform finden sich bei Notodontiden ganz „normale" Raupen, die Eulenraupen sehr ähnlich sind, z. B. *Pterostoma* und *Leucodonta*, und sogar innerhalb der Gattung *Notodonta*, z. B. *Notodonta trepida*. Innerhalb der Gattung *Pheosia* findet sich auf dem 8. Abdominalsegment ein kegelförmiger Höcker, der bei *Lophopteryx cucullla* und *Notodonta dromedarius* noch verstärkt ist, während das 11. Segment bei *Notodonta ziczac* stark angeschwollen erscheint, dorsal aber nur einen stumpfen Höcker trägt. Bei *Lophopteryx camelina* finden sich an dieser Stelle zwei nebeneinander stehende, harte Spitzen.

Lophopteryx cucülla trägt außerdem zackenförmig Höcker dorsal auf dem 5.—8. Segment, welche bei *Notodonta dromedarius* stärker entwickelt und durch die darüberlaufende dunkle Rückenlinie noch besonders hervorgehoben sind. Bei *Notodonta ziczac* sind die Höcker auf dem 5. und 6. Segment noch wesentlich vergrößert, während der auf dem 7. Segment auffallend klein ist. Das 11. Segment trägt, wie erwähnt, nur einen stumpfen Höcker. Die echten Gabelschwanzraupen tragen dagegen nur einen stumpfen Höcker auf dem 5. Segment, der die Form einer Pyramide hat.

Andere Spezialisierungsreihen führen zur Raupe von *Hoplitis milhauseri*, mit stark sklerotisierten, zweispitzigen Höckern auf den Segmenten 5—11, und der von *Stauropus fagi*, mit zwei entsprechenden Höckerreihen und allgemein stark sklerotisierter Cuticula. Seitz 1913 gibt für die ostasiatische Gattung *Schizura* an, daß sie „nach vorn übergebogene Zapfen" auf dem Rücken trage. Material oder Abbildungen waren davon leider nicht erhältlich. Ebenso fanden sich zwei nur kurze Angaben über weitere, in diesem Zusammenhang interessante ostasiatische Gattungen. So soll bei *Macrurocampa* der Kopf von einer „Haube" umgeben sein, während bei *Heterocampa* der Kopf von „geweihartigen Nackenhörnern" überragt sein soll.

Hinsichtlich der Ausbildung des Hinterendes der Raupen verhält sich die Mehrzahl der *Notodontiden*larven durchaus normal. Eine schwache Verlängerung der Nachschieber wird von Seitz (1913) für die ostasiatischen Gattungen *Heterocampa* und *Schizura*, leider aber ohne Abbildungen, angegeben. Bei *Exaereta ulmi* finden sich verlängerte, sklerotisierte und dicht behaarte Endbeine, die aber nach hinten und etwas nach unten gestreckt getragen werden. Der Hakenkranz der Endbeine — es handelt sich dabei um *pedes semicoronati*, weswegen der Kranz nicht geschlossen ist — ist wesentlich kleiner als der der übrigen Abdominalbeine, aber noch vollständig erhalten und kann tief in die „Röhre" der verlängerten Nachschieber eingezogen werden, was auch bei *Notodonta ziczac* zutrifft. Bildungen, die den roten Fäden der Gabelschwanzraupen entsprechen würden, konnten nicht gefunden werden. Während die Endbeine bei *Exaereta* verlängert sind, sind sie bei *Hoplitis milhauseri* vollständig reduziert und ihre ursprüngliche Lage ist durch eine stumpfe, etwas sklerotisierte Spitze an beiden Seiten des letzten Segmentes markiert. Bei *Stauropus fagi* sind die Endbeine stark sklerotisiert, am Ende vollständig geschlossen und lassen keinerlei Reste der Endhaken erkennen.

Auf Grund eines Hinweises von Seitz (1913) könnten die Raupen der ostasiatischen Gattung *Macrurocampa* eine weniger

differenzierte Form als die der echten „Gabelschwänze" darstellen, indem hier die Jungraupen eine lange Schwanzgabel besitzen, während sie bei den erwachsenen Raupen im Verhältnis zur Körpergröße verkleinert ist.

Somit läßt sich derzeit über die Ableitung der einziehbaren, roten Schwanzfäden der echten Gabelschwanzraupen noch nichts sagen. Eine kurze Beschreibung von C. CLAUS (1862) über den histologischen Bau der Fäden liefert hiezu auch kein Material.

Ein weiteres Organ, das bei den Gabelschwanzraupen in auffallender Weise ausgebildet ist, wird als Jugular- oder Bauchdrüse bezeichnet. Sie liegt unmittelbar vor den Vorderhüften und ist in der Regel vom Hinterrand des Kopfes und vom Vorderrand der Vorderhüften ungefähr gleich weit entfernt. Im Bereich des Thorax liegend, wird sie bei den Raupen von *Cerura vinula* Jugulardrüse genannt. KLEMENSIEWICZ (1882) untersuchte dieses Organ der Gabelschwanzraupe anatomisch (Abb. 1).

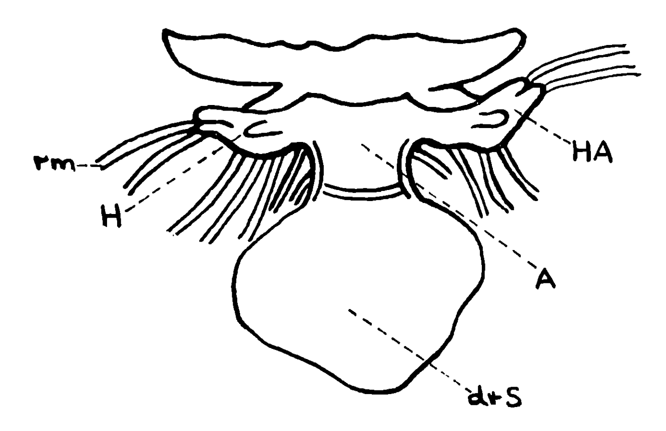


Abb. 1. Abwehrorgan der Gabelschwanzraupe nach Klemensiewicz. drS = Drüsensack, A = Ausführungsgang, H = ausstülpbare Hörnchen, HA = fingerförmige Einstülpungen, rm = Muskeln.

In eingezogenem Zustand ist es schwierig, die Existenz dieser Drüse ohne Sektion festzustellen. Sie scheint aber einigen Gattungen, deren Raupen normal gebaut sind, mit großer Wahrscheinlichkeit zu fehlen. Es sind dies die einheimischen Arten der Gattung *Pygaera*, *Gluphisia crenata* und auch allem Anschein nach *Phalera bucephala*, während bei der dieser nahestehenden *Phalera bucephaloides* ein etwa halbkugeliges Bläschen an der erwähnten

Stelle vorgestülpt, an der getrockneten Raupe gefunden wurde. Schwach entwickelt ist das Organ bei *Ptilophora plumigera* und *Pterostoma palpinum*. Bei letzterer findet sich eine schmale, wie ein geschlossener Mund aussehende Spalte.

Bei *Spathalia argentina* liegt die Drüsenöffnung in der Mitte eines vorstülpbaren Feldes, das seitlich in je einen, etwas vorragenden Zipfel ausgezogen ist. Diese Zipfel, die von durchscheinender Cuticula überzogen sind, sind bei den folgenden Arten in jederseits einem Paar entwickelt, so daß zwischen ihnen ein einspringender Winkel entsteht und das ganze Gebilde einem Schwalbenschwanz ähnlich ist. Dieser Anhang findet sich bei *Pheosia tremulae* und *Pheosia dictaeoides*, *Lophopteryx camelina*, *Odontosia sieversii*, *Exaereta ulmi*, *Notodonta ziczac* und *Notodonta dromedarius*. Wie das auf Grund einer entsprechenden Öffnung anzunehmende Organ bei *Stauropus fagi* aussieht, war mangels von Beschreibungen und entsprechend konservierten Stücken nicht festzustellen.

Bei *Hoplitis milhauseri* sind die vier Zipfel sehr lang und ihre Basis ist pigmentiert, während die Spitzen farblos sind.

Die vorderen Hörner der echten Gabelschwanzraupen sind stärker entwickelt als die hinteren. Die Hörner, in manchen Fällen fast der ganze vorstülpbare Sack, wie z. B. bei *Notodonta ziczac*, sind kurz aufstehend behaart.

Verhalten: In vollständiger Übereinstimmung mit den beschriebenen Stufen der Differenzierung von Färbung und Zeichnung, Gestalt und Ausbildung von Drüsen, steht das Verhalten der einzelnen Formen. Während z. B. Raupen von *Gluphisia crenata*, welche keine besonderen Differenzierungen erkennen lassen, bei Störung auch keine speziellen Reaktionen zeigen, hat die Raupe von *Phalera bucephaloides* die Neigung, bei Störung Vorder- und Hinterkörper leicht von der Unterlage abzuheben. Nach Seitz (1913) heben junge Raupen der nordamerikanischen *Datana perspicua*, welche den *Notodonta*arten Europas nahesteht, bei Störung den Kopf, während ältere Raupen beide Körperenden stark von der Unterlage abheben. Bei der verwandten *Datana concinna* beobachtete Denham (1888), daß die Raupen bei Reizen von außen, ein die menschliche Haut ätzendes, stark riechendes Sekret aus der Jugulardrüse abgeben können. Ein starkes Aufbiegen des Kopfes, wobei es zu einer sogenannten „Sphinxstellung“ kommt, kann man auch bei *Lophopteryx camelina* beobachten, die über eine gut entwickelte Jugulardrüse verfügt. Bei *Notodonta dromedarius*, *Notodonta ziczac* und *Hoplitis milhauseri* wird diese Stellung durch Aufrichten des besonders differenzierten

Hinterendes noch extremer („Zickzackstellung"). Dabei beißt die Raupe von *Hoplitis* zur Abwehr um sich. Bei *Stauropus fagi* kommen noch die griffelförmig verlängerten Endbeine und die außerordentlich langen Thoracalbeine dazu, die bei Beunruhigung greifende Bewegungen ausführen. Vorder- und Hinterenden werden dabei extrem aufgebogen.

Das Endglied in dieser Differenzierungsreihe stellen die echten Gabelschwanzraupen dar, bei welchen die ausstülpbaren roten Fäden der Endbeine noch hinzukommen, während durch Einziehen des Kopfes das Vorderende verdickt wird. In dieser Stellung kann auch Sekret der Jugulardrüse ausgespritzt werden. In einer filmischen Dokumentation im Rahmen der Encyclopaedia Cinematographica wurde dieses Drohverhalten von EIBL-EIBESFELDT (1964) festgehalten. Obwohl diese Erscheinung von Autoren wie POULTON (1890) und SHEPHEARD-WALWYN (1896) richtig beschrieben wurde, schreibt STEINIGER noch 1938: „Schließlich beobachtete man etwas derartiges bei der Gabelschwanzraupe (*Dicranura vinula*), die eine ähnliche Haltung ebenfalls bei Beunruhigung einnimmt und dann aus zwei Öffnungen, die in der Mitte von zwei dunklen Flecken der Nackengegend liegen, dem Angreifer etwas Blut entgegenspritzt."

Was das Drüsensekret anbelangt, so ist dieses nicht mit Blut identisch. Seine genaue Zusammensetzung war lange nicht bekannt. SHEPHEARD-WALWYN (1896) berichtet von einer „giftigen Flüssigkeit", die ihm von einer Gabelschwanzraupe bei Betrachtung derselben ins Auge gespritzt worden war, worauf er sich wegen des Ausmaßes der Entzündung in ärztliche Behandlung begeben mußte. Die alten Angaben sprechen von Essig- oder Ameisensäure, wobei POULTON (1890) auf Grund einer Analyse, vorgenommen von R. MELDOLA und G. VERNON HARCOURT, einen Ameisensäuregehalt von 40% annimmt. H. SCHILDKNECHT und HELMUT SCHMIDT (1963) bestimmten 30% Ameisensäuregehalt und das Vorhandensein von Aminosäuren im Sekret.

Auf das spezielle Verhalten der Raupen von *Cerura vinula* soll in den nachfolgenden Kapiteln ausführlich eingegangen werden.

III. Das Verhalten der Raupe von *Cerura vinula*

Bei der Anordnung und der Art der Versuche, die ich mit den *Cerura*raupen anstellte, ging ich von der Annahme aus, daß Reaktionen, besonders mit den Analanhängen und den aus diesen ausgestoßenen Analfäden, als irgendeine Art von Abwehrverhalten

gedeutet werden könnten. Deshalb stellte ich zwei Hauptversuchsanordnungen auf — eine mit Raupen, die im Laboratorium gehalten wurden, und eine mit solchen, die im Freiland sich selbst überlassen waren, was natürlichen Bedingungen entspricht.

Die Laboratoriumsversuche sollten Reaktionen auf Reize mechanischer Art, auf Licht und auf Wärme aufzeigen. Die Versuche im Freien dagegen sollten Reaktionen auf natürliche Umweltsbedingungen und auf etwaige Feinde demonstrieren. Da es sich dabei in der Hauptsache um reine Beobachtungen handelte, möchte ich die Schilderung dieser an den Anfang stellen.

A. Freilandversuche

Zum Zwecke der Beobachtung setzte ich Raupen des 3. Larvalstadiums, die ich in Glasschalen gezogen hatte und die auch die ersten beiden Stadien in diesem Milieu verbracht hatten, im Juni auf je zwei etwa 2 m hohe Pappelbäumchen der Arten *Populus robusta* und *Populus nigra* aus. Diese Bäume hatte ich ursprünglich so gepflanzt, daß sie Standorte wie sonnig-windgeschützt, sonnig-windig, schattig-windgeschützt und schattig-windig einnahmen. Es waren dies zwölf Raupen pro Baum.

Alle Tiere zeigten, plötzlich in natürlicher Umgebung, geringe Aktivität. Die Raupen auf den Bäumen mit sonnigem Standort begaben sich auf die Unterseite der Blätter. Alle Tiere begannen sich vorzeitig mit Spinnsekret zu verankern und verharrten mehrere Tage in einer Praehäutungsstellung, in welcher sie keine Nahrung zu sich nahmen.

Noch in diesem Stadium und, nach der 3. Häutung, auch im nächsten, zeigte sich eine deutliche Schutzanpassung der Raupen, hervorgerufen durch die dunkle Raute und die hellgrüne Färbung der übrigen Körperflächen als sogenannte „Gegenschattierung" entsprechend dem „Gesetz von Thayer" (Metzger 1936). Demnach kommt es durch Beleuchtung des dunklen Rückens zu einer farblichen Anpassung desselben an die übrigen Körperabschnitte, was einen Schutzeffekt hervorruft. Auch bei Tieren, die sich auf der Blattunterseite befanden, konnte ich diese Erscheinung bei schräg einfallendem Licht beobachten.

Nach einer, die Vorbereitungszeit miteinbezogen, bedeutend mehr Zeit als in den Glasschalen beanspruchenden Häutung, machten die Raupen den Eindruck, als hätten sie sich an die natürliche, aber für sie neue Umgebung gewöhnt. Sie begannen mit der Nahrungsaufnahme und verhielten sich entsprechend aktiv.

Während dieser aktiven Phase konnte ich bestimmte Stellungen, die durch charakteristische Körperhaltungen ausgezeichnet

sind, beobachten, sowie verschiedene Bewegungsweisen und Reaktionen auf Umwelteinflüsse. Zur Veranschaulichung dieser Beobachtungsresultate habe ich eine Art Verhaltensstenographie entwickelt, die ich vorerst erläutern werde, bevor ich sie bei der Schilderung der Versuchsresultate zur Anwendung bringe.

Fg	geradlinige Fortbewegung
F45°r, F45°l, F90°r, F90°l	Fortbewegung mit Abweichung von der Geraden in einem Winkel von 45° bzw. 90° nach rechts oder links
Fwr, Fwl	Wenden, d. h. Änderung der Bewegungsrichtung um 180° nach rechts oder links

Die Haltung der Analanhänge hängt dabei von der Veranlassung zur Fortbewegung ab. Bei einer Fortbewegung, ausgelöst durch Triebfaktoren, bleiben die Analanhänge geschlossen und stehen in einem Winkel von 30° zur Unterlage. Erfolgt die Fortbewegung aber in einem, durch Umweltfaktoren ausgelösten Erregungszustand, so ist die Schwanzgabel geöffnet und bildet mit der Unterlage einen Winkel von 30—160° oder sie wippt in cranialer bzw. caudaler Richtung. In diesem Zustand sind die Analfäden extrem weit ausgestülpt.

Aah	Analanhänge in horizontaler Haltung
AaB45°	Analanhänge gebeugt, mit der Unterlage einen Winkel von 45° bildend, Winkelgröße von 30—160° möglich
AaKr, AaKl	Analanhänge im oder gegen den Uhrzeigersinn kreisend
AaWcr, AaWcau	Analanhänge in cranialer bzw. caudaler Richtung wippend
AaWr, AaWl, AaWr+l	Analanhänge nach rechts, links oder nach beiden Seiten wippend
Aag	Analanhänge geschlossen
AaÖ45°	Analanhänge in einem Winkel von 45° geöffnet, unterscheidbare Winkelöffnungen von 10°, 30°, 45° und 60°
AaffAus=	Analfäden gerade und synchron bis zum ersten, weißen Querstreifen ausgestülpt
AaffAus——	Analfäden gerade und unabhängig voneinander bis zum ersten, weißen Querstreifen ausgestülpt
AaffEin=	Analfäden, nur teilweise ausgestülpt, werden synchron eingezogen

AaffEin——	Analfäden, nur teilweise ausgestülpt, werden unabhängig voneinander eingezogen
AaFFAus =	Analfäden extrem weit und synchron ausgestülpt
AaFFAus——	Analfäden extrem weit und unabhängig voneinander ausgestülpt
AaFFEin =	Analfäden, extrem weit ausgestülpt, werden synchron eingezogen
AaFFEin——	Analfäden, extrem weit ausgestülpt, werden unabhängig voneinander eingezogen
AaffT	Analfäden, teilweise ausgestülpt, betasten einander
AaSch	Schließen der Schwanzgabel
AaS	Senken der Schwanzgabel
KH	Kopfheben
KB	Kopfbeugen
KZ	ein dem Kopfnicken ähnliches Zittern
KDr, KDl, KDr+l	Kopfdrehen nach rechts, links oder beiden Seiten
KP	Kopfpendeln
NB	Beugen an der Stelle des Pyramidenwulstes, als Nackenbeugen bezeichnet

Eine große Rolle im Verhalten der Ceruraraupen spielen die verschiedenen Körperstellungen. In manchen Fällen ist eine bestimmte Stellung sogar charakteristisch für eine bestimmte Verhaltensweise. Aus diesem Grund habe ich die Bezeichnung der einzelnen Körperhaltungen so gewählt, daß schon aus der Benennung zu ersehen ist, für welches Verhalten die dabei eingenommene Stellung speziell oder vorwiegend typisch ist.

Die in der Folge genau beschriebenen Stellungen sind in allen fünf Raupenstadien die gleichen. Abgesehen von Übergangsstellungen können sechs Hauptstellungen unterschieden werden:

Stellung I = Horizontale oder Fraßstellung

a) dabei bleiben die Analanhänge geschlossen und werden horizontal gehalten, der Körper ist gestreckt, der Kopf, der Thorax und die Thoracalbeine berühren die Unterlage StIa

b) wie StIa, die geschlossenen Analanhänge aber bilden mit der Unterlage einen Winkel von etwa 30° StIb

Stellung II = Ruhestellung

a) die Grundstellung ist StIa, doch verhält sich die Raupe dabei in Ruhe . . . . StIIa

b) wie StIIa, die geschlossenen Analanhänge aber bilden mit der Unterlage einen Winkel von 30—160° . . StIIb

c) wie StIIb, es berührt aber nur der Kopf, nicht aber der Thorax und die Thoracalbeine, die Unterlage StIIc

Stellung III = Praehäutungsstellung oder V-Stellung

a) der Nacken ist deutlich gebeugt, d. h. an der Stelle des Pyramidenwulstes bildet jener Abschnitt des Rautenbegrenzungsstreifens, der auf den ersten, beinlosen Abdominalsegmenten liegt, mit jenem auf dem Thorax einer Körperseite einen spitzen Winkel, wodurch der Eindruck eines gebeugten Nackens entsteht, der Kopf ist dabei von der Unterlage abgehoben, ebenso wie der Thorax mit den angezogenen Thoracalbeinen, die Analanhänge bleiben geschlossen und bilden mit der Unterlage einen Winkel von etwa 45° . . . . . . StIIIa

b) wie StIIIa, der Kopf aber wird bei senkrecht gehaltener Stirn stärker gehoben . . StIIIb

Stellung IV = Posthäutungsstellung

a) Grundstellung wie bei StIIIb, wobei aber die geschlossenen Analanhänge mit dem Rücken einen Winkel von 60° einschließen, d. h. sie bilden mit der Unterlage einen Winkel von etwa 120° . . . . . . StIVa

b) wie StIVa, jedoch stehen die geschlossenen Analanhänge senkrecht, bilden daher sowohl mit dem Rücken als auch mit der Unterlage einen Winkel von 90° StIVb

Stellung V = Abwehrstellung

a) bei dieser Stellung ist der Thorax mit den vom Körper abstehenden Extremitäten von der Unterlage abgehoben, was unter Umständen auch schon bei StIV der Fall sein kann, der Kopf ist so weit gehoben, daß der Winkel zwischen dem thoracalen und dem abdominalen Rautenbegrenzungsstreifen einer Körperseite ein stumpfer ist-wodurch der Pyramidenwulst nur noch undeutlich zu er, kennen ist, die geschlossenen oder geöffneten Analanhänge bilden mit der Unterlage einen Winkel von 60—80° StVa

b) wie StVa, der Nacken aber ist gestreckt, d. h. der Pyramidenwulst ist verschwunden, der thoracale und der abdominale Abschnitt der Dorsallinie schließen keinen Winkel ein, sondern gehen geradlinig ineinander über, die Stirn wird horizontal gehalten StVb

Stellung VI = Wärmereaktion oder U-Stellung

bei dieser Stellung ist die Körperhaltung grundsätzlich die von StVb, die Analanhänge aber bilden, geschlossen oder geöffnet, mit der Unterlage einen Winkel von 80—120° StVI

Während der Zeit, in welcher ich an den frei lebenden Raupen meine Studien machte, wurde die Zahl der ausgesetzten Tiere nur unwesentlich verringert. Bei meinen Beobachtungen, die ich für gewöhnlich am Morgen und am Nachmittag anstellte, zeigten die Vögel, deren es im Garten, schon allein wegen der dort angebrachten Nistkästen, eine Menge gibt, kein Interesse an den Raupen.

Im Gegensatz zu den Reaktionen, die Versuche mit Wärmestrahlung bei den Raupen hervorgerufen hatten, zeigten sich bei den im Freien gehaltenen Tieren des 3. und des 4. Larvenstadiums keine derartigen Erscheinungen, obwohl im Sommer 1964 bei dem Pappelbäumchen auf dem Standort sonnig-windstill, hervorgerufen durch Strahlungsreflexion (Wasserfläche), Temperaturen bis 49°C in der Sonne gemessen werden konnten.

Nach wenigen Tagen kam es, wieder verfrüht, zur Verankerung durch Spinnsekret als Vorbereitung zur letzten Häutung. Da einige Raupen in dieser Phase noch Nahrung aufnahmen, legte ich ihr Verhalten dahingehend aus, daß das vorzeitige Festspinnen als eine Art Sicherung anzusehen sei und somit eine Reaktion auf Erschütterung, da gerade die Pappelblätter durch den leisesten Lufthauch bewegt werden können.

Zwei Tage nach der letzten Häutung mußte ich meine Freilandbeobachtungen gezwungenermaßen beenden. Von den ursprünglich 48 Raupen waren keine mehr übrig geblieben. Alle waren fast ausschließlich von Amseln gefressen worden. Dabei zeigte sich der Nachteil der relativ kleinen Futterpflanzen. Durch die intensive Nahrungsaufnahme der Raupen vor der Kokonbildung wurde die Anzahl der Blätter so stark reduziert, daß die Schutzanpassung, verursacht durch Zeichnung und Färbung, wirkungslos geworden war.

In den darauffolgenden Sommern versuchte ich meine Freilandbeobachtungen mit *Vinula*raupen zu ergänzen. Als Futterpflanze konnte ich etwa 8 m hohe Pappelbäume ausfindig machen. Wieder setzte ich Raupen im 3. Stadium aus, welche ich in Glasschalen aus Eiern gezogen hatte. Auch von diesen Tieren wurden im 5. Stadium die meisten, nachdem sie ganze Astabschnitte kahlgefressen hatten, von Vögeln gefressen. Ich mußte daher annehmen, daß die individuelle Anpassung an natürliche Gegeben-

heiten bei Tieren, die erst im 3. Stadium ausgesetzt worden waren, nicht das erforderliche Maß erreichte. Deshalb setzte ich Raupen im 1. und 2. Stadium frei auf die untersten Äste erwähnter Bäume. Abgesehen davon, daß die jungen Raupen, bedingt durch ihre minimale Größe, schwer zu finden waren, waren die Tiere der beiden ersten Stadien sehr bewegungsaktiv. Aus diesem Grunde konnte ich nicht feststellen, wie viele Raupen wirklich gefressen worden waren und wie viele sich nur verlaufen hatten.

Zum Vergleich mit den reinen Freilanduntersuchungen hatte ich Ceruraraupen im 3., 4. und 5. Stadium von den Pappeln, sie auf Zweigen belassend, in zwei Freivolieren eingebracht. Ich wollte auf diese Weise das Verhalten der Raupen gegenüber den in den Käfigen befindlichen Vögeln (Amsel, Kernbeißer, Kohlmeise und Buchfink), und umgekehrt, das der Vögel gegenüber den Raupen beobachten. Dabei zeigte nur eine Amsel Interesse an einer Raupe im 5. Stadium. Ehe die Raupe auch nur die Möglichkeit zu einer wie immer gearteten Abwehrreaktion gehabt hatte, wurde sie gefressen. Trotz mehrerer Versuche dieser Art blieb dies die einzige Beobachtung in dieser Richtung. Im übrigen zeigten weder die Vögel noch die Raupen, daß sie voneinander Notiz genommen hätten, was einer Beobachtung entspricht, die POULTON (1890) anführt. Auch als ich die Raupen den Vögeln gewissermaßen anbot, nahmen sie deren Anwesenheit allem Anschein nach zur Kenntnis, akzeptierten sie aber nicht als Nahrung. Auch bei diesem Versuch blieben die Raupen ohne entsprechende Reaktion.

Im Anschluß daran sollen die eigentlichen Versuche mit den Raupen besprochen werden.

B. Versuche im Laboratorium

1. Berührungsversuche

Die Versuchsanordnung zu diesen Untersuchungen war denkbar einfach. Die zu beobachtende Raupe wurde mit dem Pappelblatt, an dem sie gerade fraß, worauf sie sich in Ruhestellung befand oder auf welchem sie sich für die Häutung vorbereitete, aus der Glasschale genommen, die ihr bisher einziger Aufenthaltsort gewesen war. Anschließend wurde sie auf eine großflächige Unterlage placiert. Mit dem Ende eines Blattstiels berührte ich hierauf die Raupe an verschiedenen Körperstellen, von welchen ich annehmen durfte, daß sie gegenüber Berührungsreizen einen niederen Schwellenwert aufweisen würden. Ich variierte die Druckintensität der Berührungen gefühlsmäßig. Ebenso waren die Anzahl der Reizsetzungen und die Zeitabstände zwischen diesen unter-

schiedlich. Zu diesen Versuchen verwendete ich Raupen in allen fünf Stadien.

Da die detaillierte Beschreibung aller Versuche nicht sinnvoll erscheint, möchte ich aus den insgesamt 240 Berührungsversuchen nur einige signifikante Resultate herausgreifen.

1. Berührungsversuch mit drei Raupen im 1. Stadium in Ruhestellung StIIc bei AaB30°/Aag:

a) fünfmaliges Berühren am Kopf zwischen den Hörnern (Reiz — Beruhigung — Reiz — Beruhigung usw.):

C_1. .StIIc:
1. Berührung — ruckartiges KH — AaB45°/Aag — AaÖ45° — AaB90° — AaffAus= — AaSch — AaS — AaffEin= — StIIc.
2. Berührung — leichtes AaÖ45°Wcr — AaSch — AaS — StIIc.
3. Berührung — keine Reaktion!
4. Berührung — keine Reaktion!
5. Berührung — keine Reaktion!

C_2. . .StIIc:
1. Berührung — erregtes KZ — KDr+1 — AaÖ60° — AaB120° — AaFFAus= — Kr langsame Beruhigung — StIIc.
2., 3., 4. und 5. Berührung — Reaktion wie bei 1. Berührung, jedoch wird Beruhigungsdauer länger.

c) fünfmaliges Berühren dorsal in der Mitte des Abdomens:

C_3. .StIIc:
1. Berührung — keine Reaktion!
2. Berührung — kurzes AaÖ30° — StIIc.
3. Berührung — keine Reaktion!
4. Berührung — keine Reaktion!
5. Berührung — keine Reaktion!

2. Berührungsversuch mit drei Raupen im 2. Stadium nach der Häutung in Ruhestellung StIIc bei AaB30°/Aag:

a) fünfmaliges Berühren am Kopf zwischen den beiden Hörnern, mit Angabe der Erregungsdauer in Sekunden:

C_4. .StIIc:
1. Berührung — KH — KDr+1 — KZ — AaÖ45° — AaB90° — AaFFAus= — Kr — AaFFEin= — AaffAus= — AaffT — AaffEin= — langsames AaSch — AaS — StIIc. 51 Sek.

2. Berührung — KH — KDr + l — KZ — AaÖ45° — AaB90° — AaFFAus = — Kr — AaFFEin = — AaffAus = — AaffT — AaffEin = — langsames AaSch — AaS — StIIc. 42 Sek.
3. Berührung — leichtes, kurzzeitiges KP — AaffAus = — AaffEin = — StIIc. .35 Sek.
4. Berührung — KH — KDr + l — KZ — AaÖ45° — AaB90° — AaFFAus = — Kr — AaFFEin = — AaffAus = — AaffT — AaffEin = — AaS — AaÖ45° bleibt für 24 Sek. — AaSch — StIIc. .64 Sek.
5. Berührung — KH — KDr + l — KZ — AaÖ45° — AaB90° — AaFFAus = — Kr — AaFFEin = — AaffAus = — AaffT — AaffEin = — langsames AaSch — AaS — StIIc. 50 Sek.

C_5. .StIIc:

1. Berührung — KDr — schwaches Kr — AaS — StIIc. . . 5 Sek.
2. Berührung — KDr — AaB120°/Aag — AaS — StIIc. 16 Sek.
3. Berührung — KH — AaB120°/Aag — AaÖ45° — AaFF-Aus = — AaFFEin = — AaSch — AaS — StIIc. . . 16 Sek.
4. Berührung — KH — KDr + l — KZ — AÖa45° — AaB90° — AaFFAus = — AaÖ45°Kr — AaFFEin = — AaffAus = — AaffEin = — AaS — AaÖ45° bleibt für 26 Sek. — AaSch — StIIc. 71 Sek.
5. Berührung — KH — KDr + l — KZ — AaÖ45° — AaB90° — AaFFAus = — Kl — AaFFEin = — AaffAus = — AaffT — AaffEin = — AaSch — AaS — erneute Reaktion mit AaÖ45°Kl — AaSch — AaS — weitere vier Wiederholungen vorheriger Reaktion — StIIc. .225 Sek.; erneute Reaktion nach 4 Sek. mit KP — StIIc. .35 Sek.

C_6. .StIIc:

1. Berührung — KH — KDr + l — KZ — AaÖ45° — AaB90° — AaFFAus = — Kr — AaFFEin = — AaffAus = — AaffT — AaffEin = — langsames AaSch — AaS — StIIc. . . 56 Sek.
2. Berührung — schwaches, kurzzeitiges KP — AaffAus = — AaffEin = — StIIc. .20 Sek.
3. Berührung — schwaches, kurzzeitiges KP — AaffAus = — AaffEin = — StIIc. . . 27 Sek.
4. Berührung — KH — KB — kurzzeitiges AaÖ45° — StIIc. .4 Sek.
5. Berührung — KH — KB — kurzzeitiges AaÖ45° — StIIc. .3 Sek.

4. Berührungsversuch mit sechs Raupen im 4. Stadium vor der Häutung, daher schon angesponnen, in Praehäutungsstellung StIIIa bei AaB45°/Aag:

a) fünfmaliges Berühren am Kopf zwischen den Hörnern (Reizsetzung in kurzen zeitlichen Abständen, ohne Beruhigung abzuwarten):

C_7. . .StIIIa:

1. Berührung — keine Reaktion!
2. Berührung — kurzzeitiges AaÖ30° — StIIIa.
3. Berührung — KH — KDr — kurzzeitiges AaÖ10° — StIIIa.
4. Berührung — keine Reaktion!
5. Berührung — keine Reaktion!

b) fünfmaliges Berühren am Pyramidenwulst:

C_8. . .StIIIa:

1. Berührung — kurzzeitiges AaÖ60° — StIIIa.
2. Berührung — KB — kurzzeitiges AaÖ60°
3. Berührung — leichtes KB — AaB60°.
4. Berührung — Zusammenzucken — StIIIa.
5. Berührung — keine Reaktion!

C_9. .StIIIa:

1.—5. Berührung — keine Reaktion!

d) dreimaliges Berühren des letzten, rechten Abdominalstigma:

C_{10}. .StIIIa:

1. Berührung — starkes KDr — AaÖ45° — AaB60° — langsames AaSch — AaS — StIIIa.
2. Berührung — starkes KDr — AaÖ45° — AaB60° — AaSch — AaS — StIIIa.
3. Berührung — KDr — AaÖ45° — AaB60° — AaSch — AaS — StIIIa.

e) dreimaliges Berühren der Analklappe:

C_{11}. . .StIIIa:

1. Berührung — KB — AaÖ45° — AaB60° — kurzzeitiges AaffAus= — AaSch — AaS — StIIIa.
2. Berührung — KB — AaÖ45° — AaB60° — kurzzeitiges AaffAus= — AaSch — AaS — StIIIa.
3. Berührung — KB — AaÖ30° — AaB60° — kurzzeitiges AaffAus= — AaSch — AaS — StIIIa.

f) dreimaliges Berühren der Spitze des rechten Analanhanges:

C_{12}...StIIIa:
1. Berührung — leichtes KB — AaB60°/Aag — AaS — StIIIa.
2. Berührung — KB — AaÖ30° — AaB90° — AaSch — AaS — StIIIa.
3. Berührung — KB — AaÖ30° — AaSch — AaB120° — AaS — StIIIa.

In den Aufzeichnungen der bei den Versuchen gemachten Beobachtungen gebrauche ich die schon angeführten Abkürzungen für Körperregion und Reaktionsart. Die Versuchstiere jeder einzelnen Untersuchung werden C_1, C_2 usw. bezeichnet. Bei Erwähnung dieser Raupen in der Besprechung der Ergebnisse bezeichnet ein hinzugefügter Großbuchstabe die Art des Versuches, eine Ziffer die Versuchsserie und ein Kleinbuchstabe die untersuchte Körperregion. Als Beispiel bedeutet C_1B_1a die Raupe C_1 im 1. Berührungsversuch, wobei die Reaktion bei Reizsetzung an der Kopfregion von Raupen im 1. Stadium registriert wurde.

2. Versuche mit Luftbewegung

Versuchte ich durch Blasen eine ähnliche Reizsituation zu schaffen wie sie im Freien durch Wind gegeben ist, so zeigten alle Raupen der ersten beiden Entwicklungsstadien, in aktiven und in passiven Phasen, eine ähnliche Reaktion:
KB — KDr+1 — AaÖ30° bis AaÖ60° — AaB60° bis AaB90° — AaSch — AaS.

Bei kurzzeitigen Reizen mit kurzen Pausen dauerte die Reaktion so lange wie der Reiz — bei länger anhaltender Luftbewegung (zwischen 50 und 180 Sekunden) ließ die Reaktionintensität nach, um mehrmals wieder verstärkt zu erscheinen und dann auf Null zu sinken, ehe die Reizsetzung noch beendet war.

Je älter die Raupen waren, desto schwächer war die Reaktion auf Luftbewegung und blieb bei Tieren des 5. Larvenstadiums meist ganz aus. Dabei war die Stärke des Reizes von untergeordneter Bedeutung.

Diese schwachen Resultate, bezogen auf die Reaktion mit den Analanhängen und den Analfäden, sind der Grund, warum ich es unterlasse, die Versuchsserien mit Luftbewegung im Detail zu schildern.

Insgesamt waren es 75 Versuche, wobei ich je 15 Raupen eines Stadiums auf Reaktionen bei Luftbewegung prüfte.

3. Erschütterungsversuche

Auch bei diesen Versuchen möchte ich kurz auf die Anordnungen eingehen — die Resultate brachten im Grunde keine Überraschungen.

Stieß ich an ein Glasgefäß, welches Raupen beherbergte, nur leicht an, so konnte ich folgende Beobachtungen machen:

Im Moment des Anstoßens, d. h. veranlaßt durch die Erschütterung, spreizten die Raupen die Analanhänge und wippten mit diesen einmal in cranialer Richtung. Gleich darauf wurden die Analanhänge wieder geschlossen und die Raupen nahmen die Ausgangsstellung wieder ein. Bei dieser Aktion kam es nicht selten vor, daß die Spitzen der roten Fäden für kurze Zeit sichtbar wurden.

War die Erschütterung heftiger, so war auch die Reaktion stärker, d. h. die Analanhänge wippten mehrmals über den Kopf und die Analfäden wurden einmal oder mehrmals teilweise und synchron ausgestoßen sichtbar. Nach kurzer Zeit wurde wieder die Ausgangsstellung eingenommen.

Diese Reaktionen waren bei Raupen im 1. und 2. Larvenstadium, während aktiver und passiver Perioden, zu beobachten.

Handelte es sich um Raupen im 3. oder 4. Stadium, so wurde das Spreizen und Vorwärtswippen der Analanhänge, unabhängig von der Stärke der Erschütterung, nur angedeutet. Die Analfäden blieben eingezogen.

Bei Tieren im 5. Stadium blieben bei Erschütterung entsprechende Reaktionen entweder aus oder aber die Schwanzgabel wurde kurzzeitig einmal kaum merklich geöffnet.

Bei Reizwiederholung zeigte sich in allen Stadien eine Ermüdung der Reaktionsbereitschaft.

Insgesamt waren es 75 Erschütterungsversuche.

4. Versuche mit Lichtstrahlen

Um herauszufinden, welche Reaktionen Lichtreize bei Raupen von *Cerura vinula* hervorrufen, fixierte ich eine Punktlampe (Niedervoltlampe 38.000 Lux) in Abständen von 10—80 cm oberhalb der Versuchstiere und setzte diese weißen, gelben, roten, grünen und blauen Lichtstrahlen aus.

Da auch diese Versuche keine überraschenden Resultate erbrachten, d. h. daß die Raupen auf Licht verschiedener Intensität und Wellenlänge (es handelte sich dabei um folgende Filter: gelb GG 11/2 mm, grün VG 9/2 mm, rot RG 1/2 mm, blau BG 12/1 mm), nicht reagierten, beschränke ich mich auch bei dieser Versuchsserie auf die Beschreibung der Versuchsbedingungen.

Mit 25 Raupen aller Stadien machte ich jeweils fünf Versuchsreihen. Jedes Tier wurde mit weißem oder farbigem Licht von oben her angestrahlt, wobei die Intensität der Lichtstrahlen durch die unterschiedliche Entfernung der Lichtquelle vom Versuchstier variiert wurde.

Bei weißem Licht kam es zu zwei typischen Erscheinungen. Ruhende Raupen begannen sich nach etwa einer Minute der Bestrahlung fortzubewegen und dem Fraß zuzuwenden oder sie hoben und spreizten die Schwanzgabel als Vorbereitung zur Kotabgabe, die dann kurz darauf erfolgte. Letztere Reaktion konnte ich auch bei aktiven Tieren beobachten. In keinem Fall aber kam es zum Ausstülpen der Analfäden. Ein Spreizen oder Beugen der Analanhänge erfolgte nur im Zusammenhang mit den beiden oben erwähnten Erscheinungen der Fortbewegung und der Kotabgabe.

Abschließend zu den Versuchen mit Lichtstrahlen muß noch betont werden, daß die dabei auftretenden Wärmestrahlen durch Zwischenschaltung eines Steinsalzfilters absorbiert wurden.

5. Versuche mit Wärmestrahlung

Diese Untersuchungen waren ursprünglich gar nicht vorgesehen gewesen, ergaben sich aber als Folge einer Zufallsbeobachtung während photographischer Aufnahmen, die ich von den Raupen machte. Um nämlich entsprechende Lichtverhältnisse im geschlossenen Raum zu schaffen, hatte ich eine Schreibtischlampe so placiert, daß sie die von oben zu photographierenden Raupen entsprechend beleuchtete. Da ich für diese Arbeit geraume Zeit benötigte, waren neben den beabsichtigten Lichtstrahlen unbeabsichtigte Wärmestrahlen schwer zu vermeiden. Diese riefen bei den Raupen eine spezifische Reaktion hervor.

Da sich bei den Lichtversuchen unter Verwendung des Steinsalzfilters zum Zwecke der Wärmeabsorption keine entsprechende Reaktion gezeigt hatte, möchte ich die bei höheren Temperaturen von *Cerura*raupen eingenommene Körperhaltung StVI als Wärmereaktion oder U-Stellung bezeichnen, als welche sie sich auch bei den eigens zur Bestätigung dieser zufälligen Beobachtung aufgestellten Versuchsreihen erwies (Abb. 2).

Zu diesem Zweck fixierte ich einen sogenannten Elsteinstrahler (eine Wärmequelle ohne Lichtstrahlung) in verschiedenen Abständen oberhalb der Versuchstiere, wobei bei einem bestimmten Abstand Strahler zu Raupe jeweils gleiche Temperaturverhältnisse gegeben waren.

Um die Reflexion der Wärmestrahlen von der Unterlage weitgehendst auszuschalten, wurde die zu beobachtende Raupe, auf

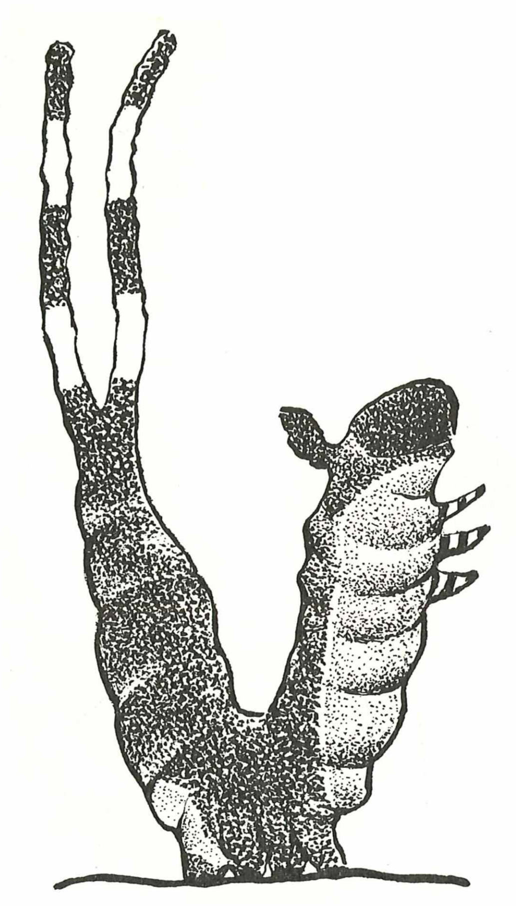


Abb. 2. Darstellung der Wärme- oder U-Stellung einer Gabelschwanzraupe im 2. Larvenstadium (20fache Vergr.).

einem frischen Pappelblatt sitzend, knapp über einem mit Wasser gefüllten Gefäß placiert, der Wärmestrahlung eine bestimmte Zeit lang ausgesetzt. Das Wassergefäß wiederum stand auf einem Dreifuß und dieser auf schwarzem Naturpapier.

Zur Kontrolle der jeweiligen Temperatur war in Höhe mit dem Versuchstier ein Thermometer horizontal fixiert, dessen Quecksilberkugel zum Zweck der Wärmeabsorption mit Albrecht-Schwarz (eine Mischung aus Harz und Ruß) überzogen worden war.

Versuche unter diesen Bedingungen machte ich ausschließlich mit Raupen des 1., 2. und 3. Stadiums, da ich in diesen Entwicklungsabschnitten Tiere mit dunkelbrauner bis schwarzer Rautenzeichnung zur Verfügung hatte, die den Rücken fast zur Gänze bedeckte. So konnte ich annehmen, daß die Temperatur, die das Thermometer anzeigte, annähernd übereinstimmte mit jener, welche dorsal auf die zu beobachtenden Raupen einwirkte. 36 Tiere untersuchte ich in den Versuchsreihen mit Wärmestrahlung. Alle diese Raupen befanden sich in einer aktiven Phase, damit ihnen unter allen Umständen die Fortbewegung aus dem Strahlungsbereich möglich gewesen wäre.

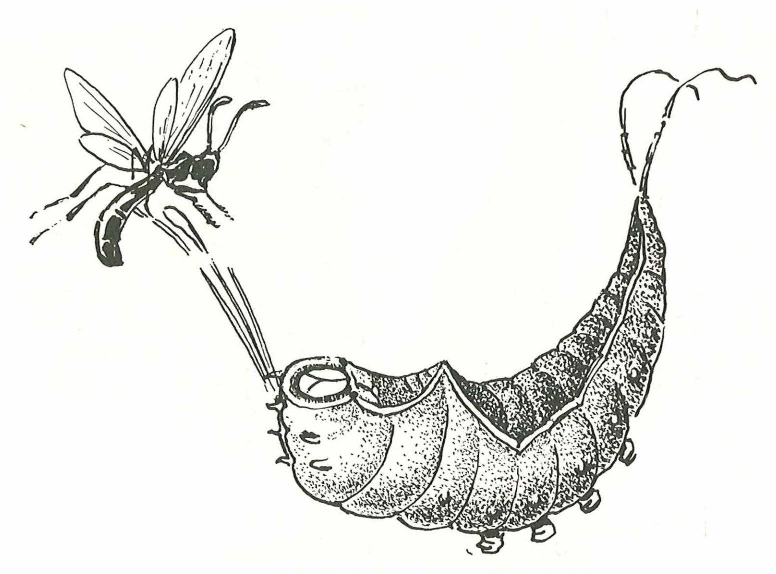


Abb. 3. „Drohstellung" einer Gabelschwanzraupe als Beispiel einer Schutzeinrichtung aus Meyers Konversations-Lexikon 1907, Aufl. 6, Band 18, Heft 3/4.

Durch Vorversuche hatte ich herausgefunden, daß bei Temperaturen unter 30°C keine nennenswerten Reaktionen auftraten. Deshalb begann ich mit den Aufzeichnungen erst bei Versuchen mit Temperaturen von 29°C und darüber. Als beendet betrachtete ich eine Versuchsreihe, wenn jene Temperatur erreicht war, bei welcher zum ersten Mal die Wärmereaktion zu beobachten war. Versuche mit noch intensiverer Wärmestrahlung unterließ ich, um die Tiere nicht unnötig und schädigend zu beanspruchen.

Aus der Reihe der Untersuchungen wählte ich als Beispiel den folgenden aus. Zu erwähnen wäre noch, daß die Wärmeein-

wirkung bei einer bestimmten Temperatur jeweils auf zwei Minuten beschränkt war. Erst nach einer halben Stunde wurde dasselbe Versuchstier einer um 1°C höheren als der vorhergehenden Temperatureinwirkung ausgesetzt.

2. Wärmestrahlungsversuch mit einer Raupe im 2. Stadium in Ruhestellung StIIb bei AaB30°/Aag:

C_{13}: 29°C — Bewegung der Mundwerkzeuge...120 Sek.
30°C — keine Reaktion. .41 Sek.
KDl — AaÖ30° — AaB60° — planlose F.. .120 Sek.
31°C — keine Reaktion. .25 Sek.
leichtes KDr+l — AaÖ10° 75 Sek.
AaÖ45°...110 Sek.
Fwr — Fg...120 Sek.
32°C — keine Reaktion...25 Sek.
AaÖ30° — AaB60° — Fwr — Fg — planloses F 120 Sek.
33°C — keine Reaktion. .15 Sek.
AaÖ30° — StIIIa...60 Sek.
StIVb abwechselnd mit StIVa. .90 Sek.
Fwr — planloses F — StIIIa. .120 Sek.
34°C — keine Reaktion. .20 Sek.
KDr+l — AaÖ30° — AaB45° .45 Sek.
Fwr. .50 Sek.
StIIIa. 70 Sek.
unruhige StVI...120 Sek.

Bei dieser wie bei den meisten Raupen dieser Versuchsanordnung ergab sich bei einer Wärmeeinwirkung von mindestens 34°C die U-Stellung als Wärmereaktion.

Diskussion

Wie ich schon in der Problemstellung festgehalten habe, ist es beinahe unmöglich, einzelne Verhaltensweisen, wie in diesem Fall die Reaktionen mit den Analanhängen und den Analfäden, isoliert zu betrachten. Daher habe ich bei den Aufzeichnungen über die Beobachtungen der Reaktionen der Raupe von *Cerura vinula* in den verschiedenen Versuchsreihen das Gesamtverhalten berücksichtigt. Durch den dabei gewonnenen Überblick ist es mir möglich, das Einzelverhalten eines bestimmten Körperabschnittes herauszugreifen und gesondert auszuwerten.

Alle Raupen der fünf Entwicklungsstadien reagieren auf gleiche Reize in ähnlicher Weise. Je jünger aber eine Raupe ist,

desto stärker ist ihre Reaktion, so daß bei einem Vergleich eine Raupe im 5. Stadium eher als reaktionsarm, bezogen auf die Schwanzgabel, bezeichnet werden könnte. Innerhalb eines Stadiums ist die Reaktion derjenigen Tiere am deutlichsten, welche sich in einer aktiven Phase befinden, wie z. B. kurz nach einer Häutung oder in einer Fraßperiode, wobei die Raupe aber auch gerade eine Ruhestellung einnehmen kann. Erfolgt die Reizsetzung, wie etwa in den Berührungsversuchen, dorsal am Kopf, dorsal am Thorax bzw. am Abdomen, dann treten in den meisten Fällen die Analanhänge und die Analfäden in Aktion.

Dabei möchte ich annehmen, daß es sich um ein Schreckverhalten handelt. STEINIGER (1938) unterscheidet verschiedene Arten von Schreckstellungen:

a) zum Abschrecken des Gegners,
b) als Reaktion auf Erschrecktwerden,
c) eine Kombination aus a) und b).

Dazu wird angeführt, daß im ersten Fall echte oder scheinbare Waffen „sichtbar gemacht“ werden, wie z. B. bei den Larvenformen der *Sphingiden* in der „Sphinxstellung“ und bei manchen *Notodontiden*raupen (*Dicranura vinula*).

Nach einem zur Erregung führenden Reiz können die Gabelschwanzraupen ihre Analanhänge, gespreizt bis zu einem Winkel von 60°, in cranialer Richtung beugen, wobei der Winkel mit der Unterlage, ausgehend von der horizontalen Ausgangsstellung, maximal 160° betragen kann. Die Analfäden können teilweise oder extrem weit ausgestülpt werden, was dann synchron erfolgt. Die Analfäden bleiben hingegen eingestülpt, wenn die Schwanzgabel, geöffnet oder geschlossen, einen Kreis beschreibt.

Bei Einzelreizen, welche nach Beruhigung des Versuchstieres wiederholt werden, läßt sich entweder eine allmähliche Gewöhnung feststellen (C_1B_1a) oder eine sich steigernde Erregung (C_2B_1a). Eine gesteigerte Erregung hat aber nur in den seltensten Fällen aktive Fortbewegung zur Folge. Es kann aber auch nach beginnender Gewöhnung zu gesteigerter Erregung kommen (C_4B_2a). Schwache oder fehlende Reaktionen gehören zu den Ausnahmen (C_3B_1c). Bei Tieren einer passiven Phase, wie z. B. in der Praehäutungsstellung, ist die Reaktion am schwächsten. Zwar kommt es zu Reaktionen mit den Analanhängen in der erwähnten Weise, doch bleiben die Analfäden eingestülpt. Ausnahmen sind selten ($C_{11}B_3e$).

Bei Reizketten, d. h. Reizwiederholungen ohne Zwischenschaltung von Beruhigungspausen, erfolgen ähnliche oder gleiche Reaktionen ($C_{10}B_3d$) oder es kommt zur Gewöhnung (C_8B_3b). Seltener erfolgt eine gesteigerte Erregung ($C_{12}B_3f$). Ebenso gehört

das Ausbleiben einer Reaktion am Anfang oder am Ende einer Versuchsreihe (C_7B_3a) oder das totale Fehlen einer Reaktion (C_9B_3b) zu den Ausnahmefällen.

Somit ergibt sich aus den Berührungsversuchen ein deutliches Ansprechen der Gabelschwanzraupen auf derartige Reize, welches aber abhängig ist vom momentanen Entwicklungszustand der untersuchten Larven. Die Reaktion der Analanhänge und Analfäden wird lediglich in Bewegung ausgedrückt, obwohl die Schwanzgabel bei mehreren Autoren als „Drüsenträger" Erwähnung findet — Meckel (1864), Spuler (1904), Rebel (1910) und Schröder (1928). Dagegen bezeichnet Klemensiewicz (1882) die Analanhänge als „Schreckapparat gegen Angreifer von hinten" Ich aber möchte annehmen, daß diese gegen Reize von vorne, von oben und, unter Umständen, von solchen, welche von der Seite her einwirken, gerichtet sind, da der Aktionsradius der Schwanzgabel auf diesen Bereich beschränkt ist.

Bei den Versuchen mit Luftbewegung und Lichtstrahlen kam es zu keinen nennenswerten Reaktionen mit der Schwanzgabel. Bei Erschütterung aber wurde sie gespreizt und in cranialer Richtung gebeugt. Gleichzeitig wurden die Analfäden für einen Augenblick teilweise sichtbar. Dieses Verhalten könnte als Gleichgewichtsreaktion angesehen werden, konnte aber nur bei jungen Raupen deutlich beobachtet werden.

Die Versuche mit Wärmestrahlen ergaben die sogenannte Wärmereaktion, bei einer Strahlungstemperatur von mindestens 34°C im Laboratorium, die sich in der U-Stellung äußert. Da die Raupe von *Cerura vinula* unter Wärmeeinwirkung dazu neigt sich fortzubewegen, nehme ich an, daß sie die erhöhte Temperatur als unangenehm empfindet und daher eine Körperhaltung einnimmt, bei welcher die kleinstmögliche Körperoberfläche der direkten Bestrahlung ausgesetzt ist. Ähnliche Beobachtungen beschreibt Waterhouse (1960) bei Versuchen mit Geometridenraupen.

In keinem der Versuche, die ich bisher anführte, kam es zu einem Verspritzen des Sekretes aus der Thoracaldrüse, obwohl sie, ihrer Funktion nach, bei Schaeffer (1889), v. Siebold (1890) und Schröder (1928) als „Wehrdrüse" beschrieben wird. Lediglich während der Vorbereitungen zu photographischen Aufnahmen verspritzten zwei meiner Raupen des 5. Stadiums Sekret aus dieser Drüse nach Berührung am Kopf. Ich vermute, daß bei den im Laboratorium gehaltenen Raupen eine Art Gewöhnung gegenüber bestimmten Umwelteinflüssen zu verminderter Reaktionsbereitschaft hinsichtlich eines Abwehrverhaltens in der Form der erwähnten Drüsensekretion führt.

Anderer Art waren die Resultate bei Freilandbeobachtungen. Die Raupen im 3. Stadium zeigten nicht einmal bei 49°C in der Sonne die erwähnte Wärmereaktion. Möglicherweise erfolgt auch in dieser Hinsicht eine Anpassung.

Weiters ergab sich aus den Beobachtungen an *Cerura*raupen im Freien, daß sie, wenn sie nicht schon früher in natürlicher Umgebung gehalten worden waren, gegenüber Erschütterung und Luftbewegung Reaktionen zeigen, was aus der Verankerung mit Spinnsekret aus der oralen Drüse, lange vor der nächsten Häutung, ersichtlich ist.

Ein Abwehrverhalten gegenüber Vögeln, ausgedrückt durch Reaktionen mit den Analanhängen und den Analfäden, konnte ich in keinem Fall beobachten. Bei POULTON (1890) findet eine andere Erscheinung bei einem Käfigversuch Erwähnung, daß nämlich ein Pinseläffchen allein durch das „Gesicht“ der Raupe erschreckt, die Flucht ergriffen habe. Gegenüber Vögeln scheint dieser Effekt aber wenig wirksam zu sein, da die von mir ins Freiland ausgesetzten Raupen im 5. Stadium von Amseln gefressen wurden. Durch den vorzeitigen Verlust dieser Raupen war es mir daher auch nicht möglich, den extremen Farbwechsel von grün auf rot, ausgelöst durch das Verpuppungshormon Ecdyson zu beobachten, welcher Vorgang und Ursachen von BÜCKMANN (1953, 1959) genau beschrieben wurde. Die im Laboratorium gehaltenen Raupen zeigten diese Umfärbung deutlich, doch war der Schutzeffekt der veränderten Färbung durch das Fehlen der natürlichen Umgebung nicht erkennbar.

Zuletzt möchte ich noch das Problem der für die Gabelschwanzraupen gefährlichen Parasiten anschneiden, wofür in der Hauptsache *Ichneumoniden* (Schlupfwespen) in Betracht kommen dürften. POULTON (1890) erwähnt *Paniscus cephalotes*, welcher die Eier hinter dem Kopf, dorsal auf dem Raupenkörper von *Cerura vinula* befestige. STELLWAAG (1921) dagegen bringt die Abbildung eines die Eier stechend in den Körper einer beliebigen Raupe einführenden *Paniscus ocellaris*.

Zusammenfassung

Die Raupe von *Cerura vinula* besitzt höchst merkwürdige, bei anderen Raupen nicht bekannte Extrembildungen. Der Kopf kann zum Teil in die vorderen Segmente eingezogen werden, wodurch eine durch Farbe und Form auffällige Gestalt entsteht. An der Kehle mündet eine große, im Thorax liegende Drüse, deren stark saures Sekret fast einen halben Meter weit ausgespritzt

werden kann. Die Endbeine sind zu einer Gabel umgestaltet, aus der bei Erregung rote Fäden ausgestülpt werden können. Auf Grund dieses caudalen Anhangs bezeichnet man die hier besprochenen Zahnspinnerlarven als Gabelschwanzraupen. Diese überaus auffälligen Bildungen zeigen keine ersichtliche Beziehung zu der normalen Lebenstätigkeit der Raupen, wie aus den angeführten Beobachtungen hervorgeht. Sie wirken auch nicht gegenüber Vögeln, welche die Raupen ohne weiteres fressen.

Am wahrscheinlichsten wäre noch, daß erwähnte Einrichtungen bei der Abwehr von Parasiten (Schlupfwespen und Raupenfliegen) eine Rolle spielen.

Literatur

Bückmann, D.: Über den Verlauf und die Auslösung von Verhaltensänderungen und Umfärbungen erwachsener Schmetterlingsraupen. B. Zbl. 72, 276—311, 1953.

— Schmetterlingsraupen wechseln ihre Farbe. Umschau i. Wissensch. u. Techn., Frankfurt, Heft 23, 1959.

Claus, C.: Über Schutzwaffen der Raupe des Gabelschwanzes. Würzb. Naturw. Ztschr., Band 3, XI—XII, 1862.

Denham, Ch. S.: The Acid Secretion of Notodonta concinua. Insect Life June 1888, 1889 Vol. J., p. 143, 1887.

Hering, M.: Biologie der Schmetterlinge. Biol. Studienbücher III, Verlag Springer, Berlin, pp. 480, 1926.

Klemensiewicz, St.: Zur näheren Kenntnis der Hautdrüsen bei Raupen und bei Malachius. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, Jg. 1882, Band 32, 459—474, 1882.

Meckel, H.: Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Afterdrüsen der Insekten. Arch. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., (Müller's Archiv), 45—46, 1846.

Metzger, W.: Gesetze des Sehens. 137—144. 1936.

Portmann, A.: Die Tiergestalt. Verlag Friedrich Reinhardt, Basel, pp. 246, 1948.

Poulton, E. B.: The Colours of Animals. Their meaning and use. 269—278, 1890.

Rebel, H.: Berge's Schmetterlingsbuch, Band 1, p. 102, 1910.

Schäffer, C.: Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb. Anat. 3, 611—652, 1889.

Schildknecht, H., & Schmidt Helmut: Die chemische Zusammensetzung des Wehrsekretes von Dicranura vinula. XVII. Mitteilung über Insektenabwehrstoffe. Ztschr. Naturforschg., Band 18b, Heft 7, 1963.

Schröder, Ch.: Handbuch der Entomologie, Band I/1, p. 36, 1928.

SEITZ, A.: Paläarktische Spinner und Schwärmer. 1913.

SHEPHEARD-WALWYN, H. W.: Larva of Dicranura vinula and its Weapon of Offence. The Entomologist 1896, London, Vol. XXIX, p. 259, 1896.

SIEBOLD, C. Th. v.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Band I. Von besonderen Absonderungsorganen. p. 628, 1848.

SPULER, A.: Die Raupen der Schmetterlinge Europas. Stuttgart, 1903.

STEINIGER, F.: Warnen und Tarnen im Tierreich. Berlin, 1938.

STELLWAAG, F.: Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. 1921.